

# ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ И ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ЦЕСТОДЫ *HYMENOLEPIS HORRIDA* (CYCLOPHYLLOIDEA: HYMENOLEPIDIDAE)

Л. В. Смирнова

Институт биологических проблем Севера, Дальневосточный научный центр АН СССР,  
г. Магадан

Описано постэмбриональное развитие церкоцисты *Hymenolepis horrida* (Linstow, 1901) в экспериментально зараженных коллемболах *Hypogastrura tullbergi* Schaff, *Onychiurus octopunctatus* (Tullberg, 1876) и *O. flavorufulus* Martynova, 1976.

Показана возможность лабораторного культивирования *H. horrida* в *Microtus subarvalis* Meyer e. a., 1972 и *Lagurus lagurus* Pallas.

При изучении жизненных циклов цестод мышевидных грызунов Чаунской низменности (Северо-западная Чукотка, 69° с. ш.) было установлено, что промежуточными хозяевами *Hymenolepis horrida* (Linstow, 1901) служат коллемболы (Смирнова, Контримавичус, 1977). В настоящем сообщении излагаются результаты исследований жизненного цикла и постэмбрионального развития цестоды *H. horrida*.

Впервые цистицеркоид *H. horrida* нами был обнаружен у спонтанно зараженной коллемболы *Hypogastrura tullbergi* Schaff. В дальнейшем изучение проводилось при помощи экспериментальных заражений.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Работы выполнялись в лабораторных условиях на Чаунском стационаре ИБПС в 1976—1977 гг. Для экспериментальных заражений использовали коллембол *Onychiurus octopunctatus* (Tullberg, 1876), *O. flavorufulus* Martynova, 1976 и *Hypogastrura tullbergi* Schaff. Насекомых отлавливали в верхней части растительного слоя тундры и содержали в плотно закрывающихся стеклянных бьюксах, на 1/3 заполненных увлажненной смесью гипса и активированного угля. Кормом служили кусочки влажного мха, гниющие органические остатки. Заражение проводили путем скармливания предварительно голодавшим коллемболам «яиц» и маточных члеников цестод *H. horrida*, полученных от *Microtus oeconomus* Pall., 1778 и *Clethrionomys rutilus* Pall., 1779. Продолжительность экспозиции 24 ч, после чего беспозвоночных переносили в чистые бьюксы и содержали при температуре 25° С.

Всего проведено 6 серий экспериментов на 424 коллемболах. В двух сериях материалом для заражения были маточные сегменты *H. horrida* от *C. rutilus*, в остальных — «яйца» *H. horrida* от *M. oeconomus*. Экстенсивность заражения колебалась от 33.8 до 65.4%. Интенсивность инвазии 6—7, нередко до 20 цистицеркоидов, максимальная интенсивность — 73 экз.

Постэмбриональное развитие цестоды изучали на живом и фиксированном материале с интервалом в 12 ч после заражения. Цистицер-

коидов извлекали из коллембол в 0.03%-ном растворе хлористого натрия, измеряли, зарисовывали и фотографировали. Часть коллембол фиксировали в спирт-формоле, заливали в парафин и приготавливали срезы толщиной 5—7 мкм. Срезы окрашивали ШИК-альциановым синим, железистым гематоксилином — пикриновой кислотой и по Фельгену (Лилли, 1969).

Для получения половозрелых *H. horrida* цистицеркоидов по 10—15 экз. вводили в желудок полевок *Microtus subarvalis* (16 экз.) и *Lagurus lagurus* (12 экз.) лабораторного разведения. Животных вскрывали на 5-й и 11-й дни после заражения, определяли местонахождение и степень развития цестоды. Экстенсивность заражения *M. subarvalis* составляла 50%, *L. lagurus* — до 30%, интенсивность — 1—2 экз. Все обнаруженные цестоды локализовались в двенадцатиперстном отделе тонкого кишечника. Кроме того, выполнены три последовательных пассажа *H. horrida* от «яйца» до «яйца» с использованием в качестве промежуточных хозяев вышеупомянутых коллембол и *M. subarvalis* как основного хозяина.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

**Развитие в промежуточном хозяине.** Проникновение онкосфер в полость тела коллембол происходит в среднем и заднем отделах кишечника в течение 24—48 ч после заражения. Часть онкосфер вместе с неперевааренными остатками пищи удаляется из организма. В первые двое суток после проникновения онкосферы претерпевают метаморфоз, приобретают сферическую форму и увеличиваются до 40—50 мкм. На этой стадии они представляют компактную группу клеток, окруженную тонкой ШИК-положительной мембраной (см. рисунок, а; см. вкл.). Среди клеток личинки можно выделить 3 типа.

1. Микромеры — мелкие клетки (около 3 мкм) с плотными ядрами 1.5 мкм, небольшим количеством светлой цитоплазмы. Локализуются в периферических участках личинки.

2. Мезомеры — полигональные клетки (4—6 мкм). Ядра сферические, (2 мкм в диаметре) с диффузно распределенными глыбками хроматина. Околоядерная цитоплазма светлая, периферическая — базофильная. Клетки этого типа преобладают в числе над другими, заполняют в основном центральную часть личинки.

3. Макромеры — крупные биполярные клетки (6×10.5 мкм). Ядра сферические (3 мкм) с краевым распределением хроматина. Околоядерное пространство светлое, большое количество нуклеотидов содержится в периферической гиалоплазме. 2—4 клетки этого типа расположены эксцентрично.

На стадии онкосферы активной пролиферации клеток не отмечается. На срезах, содержащих 20—30 клеток, регистрируются единичные метотические фигуры. Воспалительной реакции со стороны тканей хозяина не наблюдается. Эмбриональные крючья расходятся парами, их лезвия выступают над поверхностью личинки.

На 5-е сутки развития личинка увеличивается в размерах до 77.5×72.5 мкм, формируется эксцентрично расположенная первичная полость 42.5×40 мкм (см. рисунок, б). Клеточный материал, образующий ее стенки, располагается в 2—3 слоя, крупные клетки располагаются во внутреннем, прилежащем к полости. Стадия характеризуется интенсивным клеточным делением: на срезах, окрашенных по Фельгену, 10% клеток находятся на разных стадиях митоза. Крючья локализируются вблизи полости, сохраняя парное расположение.

Через 6 дней после заражения личинка удлиняется до 230 мкм, при ширине в передней части 72, в задней — 48 мкм (см. рисунок, в). На этой стадии в основном завершается рост личинки, определяется локализация основных клеточных групп, из которых позже дифференцируются элементы сколекса, цисты и церкомера. Плотность распределения клеток неравномерная, основная компактная масса сосредоточена в месте форми-

рования сколекса. В области цисты и церкомера клетки расположены более рыхло, среди них преобладают клетки типа мезомеров. В средней части личинки отмечается интенсивная ШИК-положительная реакция на нейтральные мукополисахариды. Митотическая активность сохраняется на прежнем высоком уровне. Крючья теряют парность и перемещаются в церкомер.

На 8-е сутки личинка дифференцируется на три отдела: сколекс с шейкой, длина которого 129.6 мкм, при ширине в области присосок 124.8, цисту размером  $120 \times 76.8$ , и церкомер  $96.0 \times 57.6$  мкм (см. рисунок, з). Сколексогенез начинается одновременно с разделением личинки на отделы и выражается в формировании мышечных элементов присосок, которое полностью завершается до инвагинации сколекса в цисту. В сколексе и шейке появляются единичные известковые тельца, экскреторные каналы, отмечаются внутриклеточные включения мелких гранул гликогена. Наряду с дифференцировкой тканей сколекса, идет формирование стенки цисты; она представлена узкой зоной клеток, окаймляющих полость (см. рисунок, д). Центральная часть цисты заполнена зернистой ШИК-положительной субстанцией, содержащей единичные клетки со светло-окрашенными ядрами. В церкомере различаются клетки двух типов: мелкие клетки с темными ядрами и небольшим количеством базофильной цитоплазмы и крупные полигональные клетки со светлыми сферическими ядрами и вакуолизированной цитоплазмой. Митотические фигуры в цисте и церкомере практически не наблюдаются.

К концу 10-х суток развития сколекс с шейкой втягивается в цисту. Процесс протекает очень быстро и нам удавалось наблюдать только начальные и конечные этапы. Сразу после инвагинации личинка сферическая, но через сутки приобретает присущую зрелому цистицеркоиду овоидную форму (см. рисунок, е, ж). Согласно принятой классификации (Скрябин, Матевосян, 1945) цистицеркоид *H. horrida* относится к церкоцисте. Его размеры  $0.115-0.178 \times 0.097-0.107$  мм, сколекс  $0.091-0.115 \times 0.082-0.096$ , присоски овальные  $0.072-0.075 \times 0.045-0.05$ , церкомер  $0.1-0.13 \times 0.062-0.096$  мм.

Стенка цисты покрыта тегументом и состоит из фиброзного, паренхиматозного слоев и слоя, ограничивающего полость. Поверхность тегумента дает интенсивную положительную реакцию на кислые мукополисахариды. Фиброзный слой не содержит клеток. В паренхиматозном слое клетки уплощенные, с удлинненными ядрами. С возрастом они подвергаются редукции и постепенно замещаются фиброзной тканью. Клетки слоя, ограничивающего полость, имеют многочисленные цитоплазматические выросты, образующие тонкую волокнистую структуру. На границе раздела паренхиматозного и волокнистого слоев в средней и нижней частях цисты проходит экскреторный сосуд.

Ткани сколекса плотные, содержат мелкие гранулы гликогена. Ткани шейки более рыхлые, прилежат к внутреннему слою цисты в нижней части и не распространяются выше средней ее зоны.

В церкомере клетки немногочисленные, распределяются периферически. В центральной части имеются полости, заполненные тонким гранулярным материалом, диффузно окрашивающимся ШИК-реакцией. Церкомер, как правило, овоидной формы, размер его не превышает размер цисты.

Локализация цистицеркоидов в полости тела коллембол различна: при слабой инвазии (до 10 экз.) — типично пристеночное расположение вдоль последней трети кишечника, при умеренной — сосредоточены в хвостовой части тела беспозвоночного. В случаях интенсивной инвазии цистицеркоиды выявляются во всех участках тела коллембол, включая голову, причем размер их, в первую очередь церкомера, значительно уменьшается. Нередко наблюдаются аномалии в развитии сколекса, изменение места прикрепления тканей личинки к стенкам цисты. Размеры церкоцист зависят от величины промежуточного хозяина. Так, в *H. tullbergi*, которые в несколько раз меньше коллембол рода *Onychiurus*, цисти-

церкоиды имеют значительно меньшие размеры даже при слабой инвазии по сравнению с развившимися в *O. flavorufulus* и *O. octopunctatus*.

Цистицеркоиды *H. horrida* сохраняют инвазионность в течение длительного времени. Мы получали половозрелые стробилы от церкоист 4-месячного возраста и находили в экспериментально зараженных коллемболах личинок, сохранивших все структурные элементы через 8 мес. от момента заражения, т. е. практически перезимовавших в них.

Развитие *H. horrida* в окончательном хозяине. На 5-е сутки после введения цистицеркоидов *M. subarvalis* цестоды локализуются в задней половине тонкого кишечника. Их длина 60—80 мм, гермафродитные членики имеют развитые мужскую и женскую половые системы, матка находится в зачаточном состоянии. На 11-е сутки сколекс цестод находится на расстоянии 0.5—1.0 см от начала двенадцатиперстной кишки, стробила лежит в просвете почти на всем протяжении тонкого кишечника. Длина цестод 140—160 мм, маточные сегменты заполнены инвазионными яйцами, что подтверждено успешным заражением промежуточных хозяев. В лаборатории нами выполнены три последовательных пассажа *H. horrida* от яйца до яйца, первоначальным материалом для которых служили онкосферы цестод, полученных от спонтанно зараженных *M. oeconomus*. Снижения интенсивности и экстенсивности заражения промежуточных и окончательных хозяев при этом не наблюдали.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Постэмбриональное развитие *H. horrida* типично для гименолепидидных цестод, образующих цистицеркоиды типа церкоист и согласуется с данными по личиночному развитию *Hymenolepis nana*, *H. diminuta* (Vogel, Heyneman, 1957, 1960), *H. citelli* (Vogel, 1956; Rothman, 1957), *H. microstoma* (Vogel, 1964). Время развития личинок вышеуказанных цестод колеблется от 8 до 14 суток при температуре 25—30° С и средних значениях интенсивности инвазии, что соответствует нашим данным для *H. horrida*. При этом период роста, на протяжении которого сохраняется высокая митотическая активность клеточного материала, требует 2/3 времени, необходимого для полного развития организма. Следует отметить, что формирование элементов сколекса *H. horrida*, как и других невооруженных гименолепидид млекопитающих *H. citelli*, *H. diminuta*, полностью завершается до инвагинации (Rothman, 1957), в то время как у вооруженных цестод *H. microstoma* и *H. nana* дифференцировка сколекса завершается после его инвагинации (Vogel, 1964).

Своеобразием в развитии цистицеркоида *H. horrida* является слабое развитие пристеночной части шейки, которая распространяется только на 1/3—1/2 задней части цисты. Кроме того, при сопоставлении организации стенки цисты *H. horrida* с описанной у других цистицеркоидов заметно, что у личинки *H. horrida* внутренний слой цисты менее развит по сравнению с аналогичными у *H. citelli* (Vogel, 1964), *H. microstoma* (Vogel, 1963), *H. diminuta* (Vogel, 1960) и *H. nana* (Vogel, Heyneman, 1960). Возможно, это объясняется развитием личинки *H. horrida* в коллемболах, не имеющих твердого хитинового экзоскелета, в то время как остальные виды цестод развиваются в жуках.

#### Л и т е р а т у р а

- Скрябин К. И., Матевосян Е. М. 1945. Ленточные гельминты-гименолепидиды домашних и охотничье-промысловых птиц. — «Сельхозгиз», М.: 46—49.
- Смирнова Л. В., Контримавичус В. Л. 1977. Коллемболы — промежуточные хозяева цестод мышевидных грызунов Чукотки. — ДАН СССР, 236 (3): 771—772.
- Лилли Р. 1969. Патогистологическая техника и практическая гистохимия. Изд-во «Мир», М.: 470—471.
- Rothman A. 1957. The larval development of *Hymenolepis diminuta* and *H. citelli*. — J. Parasit., 43: 643—648.

- V o g e M. 1956. Studies on the life history of *Hymenolepis citelly* (McLeod, 1933) (Cestoda: Cyclophyllidae). — J. Parasit., 43 : 485—490.
- V o g e M. 1960. Studies in cysticeroid histology. IV. observations on histogenesis in the cysticeroid of *Hymenolepis diminuta*. — J. Parasit., 42 : 717—725.
- V o g e M. 1961. Studies on cysticeroid histology. V. Observations on the fully developed cysticeroid of *Hymenolepis citelly* (Cestoda: Cyclophyllidae). — Proc. Helm. Soc. Washington, 28 (1) : 1—3.
- V o g e M. 1963. Studies on cysticeroid histology VII. Observations on the fully developed cysticeroid of *Hymenolepis microstoma* (Cestoda: Cyclophyllidae). — Proc. Helm. Soc. Washington, 30 : 67—70.
- V o g e M. 1964. Development of *Hymenolepis microstoma* (Cestoda: Cyclophyllidae) in the intermediate host *Tribolium confusum*. — J. Parasit. 50 (1) : 77—80.
- V o g e M., H e y n e m a n D. 1957. Development of *Hymenolepis nana* and *H. diminuta* (Cestoda: Cyclophyllidae) in the intermediate host *Tribolium confusum*. — Univ. Calif. Publ. Zool., 59 : 549—580.
- V o g e M., H e y n e m a n D. 1960. Studies on cysticeroid histology. II. Observations on the fully developed cysticeroid of *Hymenolepis nana* (Cestoda: Cyclophyllidae). — Proc. Helm. Soc. Washington, 27 : 185—188.

---

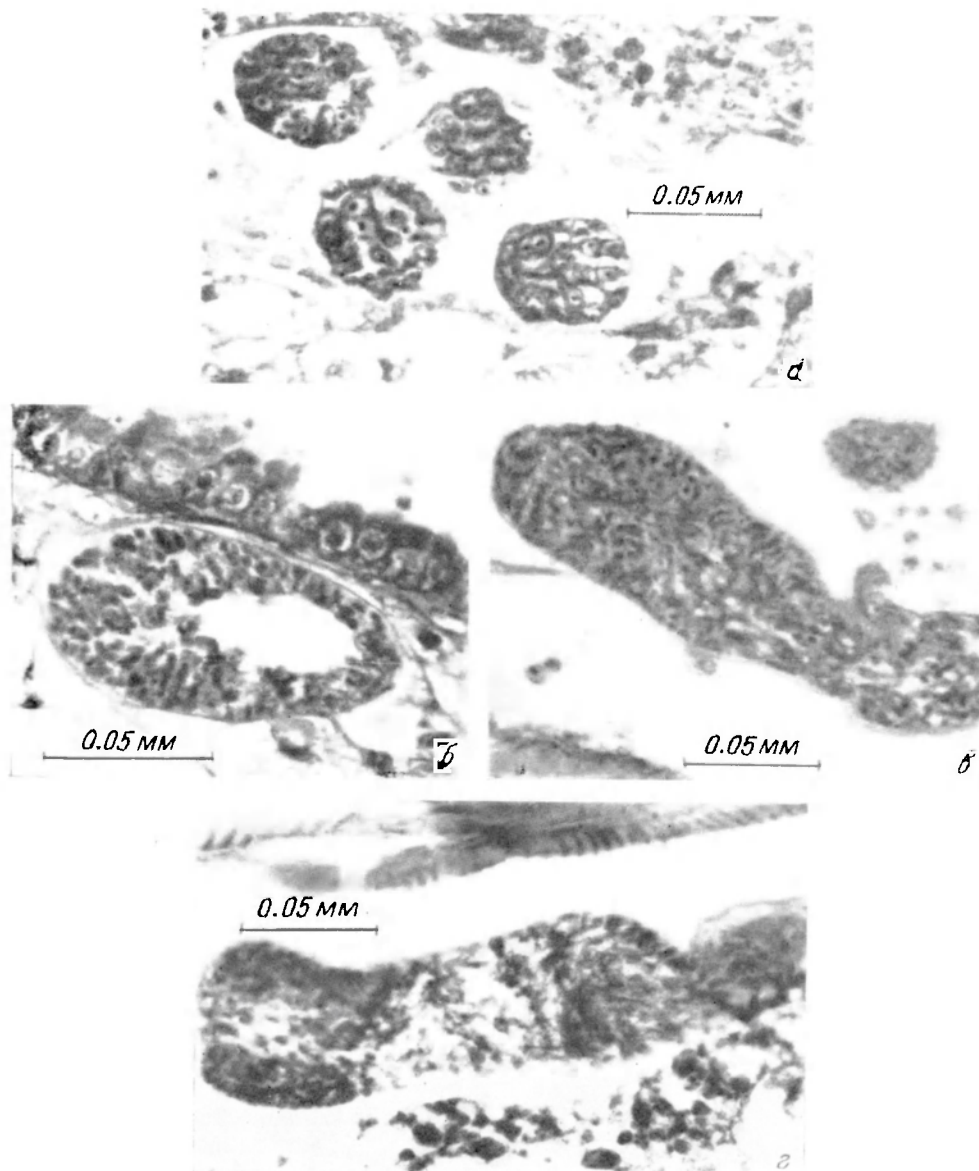
LIFE CYCLE AND POSTEMBRYONAL DEVELOPMENT  
OF THE CESTODE HYMENOLEPIS HORRIDA  
(CYCLOPHYLLIDAE: HYMENOLEPIDIDAE)

L. V. Smirnova

S U M M A R Y

In experimentally infected collembolas *Hypogastrura tullbergi* Schaff, *Onychiurus octopunctatus* (Tullberg, 1876) and *O. flavorufulus* Martynova, 1976 the postembryonal development of *Hymenolepis horrida* (Linstow, 1901) is completed for the period of 10 days at 25° C. Mature cestode is formed in small intestine of *Microtus subarvalis* (Meyer et al., 1972) and *Lagurus lagurus* Pall. in 11 days after the infection. The larva morphogenesis and some aspects of host-parasite relations during the development in the intermediate host are under consideration.

---



Развитие церкоцисты *H. horrida*.

*a* — метаморфоз онкосферы, *б* — стадия первичной полости, *в* — стадия удлинения личинки, *г* — дифференциация личинки, (Продолжение рисунка к ст. Л. В. Смирновой), *д* — поперечный разрез цисты на стадии дифференциации, *е* — цистицеркоид, продольный срез, *ж* — 14-дневный цистицеркоид в 0.03%-ном растворе хлористого натрия.

(продолжение рисунка к ст. Л. В. Смирновой)

